

腕足動物の起源とボディプラン進化

著者	遠藤 一佳
雑誌名	化石
号	81
ページ	57-66
発行年	2007-03
権利	日本古生物学会 本文データは学協会の許諾に基づきCiNiiから複製したものである
その他のタイトル	The origin and body plan evolution of brachiopods
URL	http://hdl.handle.net/2241/100713

腕足動物の起源とボディプラン進化

遠藤一佳

筑波大学大学院生命環境科学研究科地球進化科学専攻

The origin and body plan evolution of brachiopods

Kazuyoshi Endo

Doctoral program in Earth Evolution Science, Graduate School of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba, 1-1-1 Tennodai, Tsukuba 305-8572, Japan (endo@arsia.geo.tsukuba.ac.jp)

Abstract. Recent hypotheses regarding the origin and body plan evolution of brachiopods are reviewed. Brachiopods are firmly placed within the lophotrochozoa, one of three major bilaterian lineages revealed by molecular phylogeny. Comparisons of mitochondrial gene arrangements further suggest that brachiopods are closer to annelids than to molluscs, a scheme supported by morphological comparisons of Cambrian fossils, including those of halkieriids and wiwaxiids. Any scenario explaining the brachiopod origin may involve curling of the dorso-ventral axis along the anterior-posterior axis. This hypothesis could partly be tested by methods of molecular developmental biology. Some potential pitfalls of this approach are discussed with reference to the deuterostome-like features of brachiopods and to the ubiquity of co-option of developmentally important genes.

Key words: brachiopods, body plan evolution, dorso-ventral axis, halkieriids, metazoan evolution, mitochondrial gene arrangements

はじめに

腕足類は二枚貝類と似ているが全く別の仲間だ、その証拠に、例えば二枚貝では二枚の殻の合わせ目が体の左右の対称面である（二枚の殻は体の左側と右側にある）のに対し、腕足類では左右の対称面は二枚の殻の合わせ目に垂直になっている（二枚の殻は体の背側と腹側にある）といったことは古生物学の実習などで“常識”として教えられていることだろう。二枚貝とは違う仲間だとして、ではいったい何の仲間なのだろうか。また、長い方の殻が腹側、短い方の殻が背側というが（図1）、脊椎動物や三葉虫、あるいはヒザラガイなどの動き回る仲間と比べると、直感的に背側腹側を理解することは難しい。腕足動物の背腹軸は他の動物の背腹軸とどう対応づけられ、どう進化したのだろうか。本小論では、腕足動物の起源とボディプラン進化に関する最近の仮説について、分子、遺伝子レベルの証拠を交えつつ紹介したい。

腕足動物は環形動物や軟体動物と近縁である

腕足動物が環形動物や軟体動物などとともに左右相称動物の三大系統の一つである冠輪動物（Lophotrochozoa；あとの二つは脱皮動物と後口動物）を構成することは現在広く受け入れられている（斎藤，2007）。腕足動物が後口動物の仲間だという主張は今でもなされているが（Nielsen, 2001），体躯が三つの体腔領域に区分される

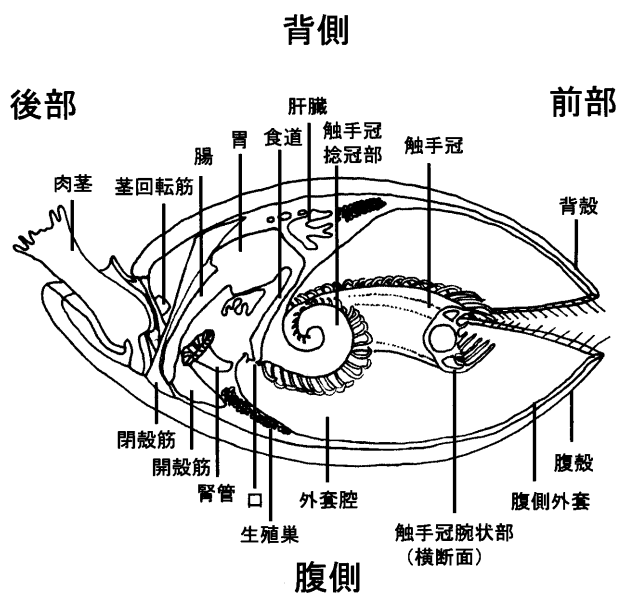


図1. 腕足動物（有関節類）の体のつくりと伝統的方位。Williams *et al.* (1997) を改変。

など少数の形態的特徴に基づくものであり、18S rDNA, 28S rDNA, β -thymosin 遺伝子, Na^+/K^+ ATPase 遺伝子, Myosin class II 遺伝子, Hox 遺伝子やミトコンドリアゲノム上のタンパク質遺伝子などの数多くの形質が支持する冠輪動物仮説（斎藤，2007）に比して、より強い根拠があるとは思えない。

問題は、むしろ冠輪動物内での腕足動物の系統学的位置だろう。残念ながら冠輪動物を構成する各動物門間の系統関係について今のところ確実なことは言えない。18S rDNA を始めとするどの分子マーカーの塩基配列を比較しても、十分な分解能は得られず、各種解析の合意樹をとると冠輪動物の各門は結局多分岐になってしまうからだ（たとえば Abouheif *et al.*, 1998 参照）。これは「カンブリア紀の爆発」において各動物門の祖先が急速に分岐したのために、分岐順序を推定するに足る十分な系統学的情報（変異）が蓄積されなかったのだと考えるのが一つの自然な解釈だろう（Philippe *et al.*, 1994）。Philippe *et al.* (1994) の試算によると、全長約 2000 塩基対のうち動物門間で変異を示す（つまり比較に使える）ヌクレオチド数が 708 個の 18S rDNA の時間分解能は 4 千万年程度である。仮に 100 万年の時間分解能を求めるのであれば、最低でも全長 80000 塩基対分の 18S rDNA に相当する塩基配列を比較する必要があるという。

また、たとえば同じ 18S rDNA でもサイト（各ヌクレオチド）ごとに進化速度（変異の蓄積する速度）が異なることが知られている。一般に機能的に重要なサイトは進化速度が遅く、機能的制約の弱いサイトは進化速度が速い。速く進化するサイトは比較的最近の分岐の推定には有用だろうが、古い分岐の推定では多重置換の影響によりノイズとして働くと考えられる。逆に遅く進化するサイトは古い分岐の推定には有用だろうが、最近の分岐の推定には系統情報が蓄積していないため使えないはずだ。系統樹が多分岐になるのは、これら進化速度の異なるサイトを混ざって分析している影響もあるに違いない（Abouheif *et al.*, 1998）。したがって、今後塩基配列の比較による冠輪動物内の系統推定を進めるためには単に比較に用いる塩基の数を桁違いに増やすだけでなく、進化速度に応じてサイトごとにうまく重み付けを行う（あるいは進化速度の速すぎるサイトをうまく除去する）ことが必要になると思われる。

ここで求められているのは、5 億 4 千万年前あるいはそれより前に起きた変異で、その後の 5 億 4 千万年以上の期間に渡ってかき消されてしまわなかった変異だ。かき消されないためには、希にしか起こらない変異で、一度生じたら消失しにくいものであることが望ましい。このような変異は塩基配列やアミノ酸配列の点突然変異でも何とかかき集められるだろう。だが、希にしか起きず後々まで影響が残るということでは、ゲノム上での DNA 断片の挿入、重複、移動、欠失などの、より大規模な変異の方が有用かもしれない。たとえば、さまざまな哺乳類、鳥類、魚類などの系統解析で威力を発揮している SINE (Short INterspersed repetitive Element) 法（ゲノム中で自らのコピーを作って増幅するある種の反復 DNA の挿入を派生形質として利用する方法：Nikaido *et al.*, 2006 など）の応用や、さまざまなマイクロ RNA（遺伝子発現制御に関与する短い RNA 分子）の系統学的分布の解析

（Sempere *et al.*, 2006）などに、今後の研究のさらなる進展が期待される。ここでは、これら比較的大規模な変異によって系統を推定した例として、すでにいくつか興味深い知見が得られているミトコンドリアゲノムの遺伝子配置について紹介する。

動物のミトコンドリアゲノムは、一般に約 17000 ± 3000 塩基対の環状 DNA (mtDNA) からなり、呼吸に関係する 13 個のタンパク質遺伝子およびミトコンドリア独自の翻訳系に関与する 2 個の rRNA 遺伝子と 22 個の tRNA 遺伝子の合計 37 個の遺伝子がコードされている。これらの遺伝子はすべて DNA の同じ鎖にコードされている場合もあるが、一部の遺伝子が反対側の鎖にコードされている場合もある。DNA の二本の鎖は逆平行の関係にあるので、反対側の鎖にコードされている場合遺伝子の向きは逆向きになる。

これら 37 個の遺伝子のゲノム上での相対的な位置関係は一般にきわめてよく保存されている。たとえば、たいていの脊椎動物のミトコンドリアゲノムの 37 個の遺伝子配置は、遺伝子の向きも含めて全く同一である。私たちの mtDNA の遺伝子配置は魚の遺伝子配置と同じだ。タンパク質遺伝子と rRNA 遺伝子の合計 15 個の遺伝子の配置を抜き出すと以下のように書くことができる：1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, -10, 11, 12, 13, 14, 15（数字はそれぞれ一つの遺伝子を、マイナスは遺伝子の向きが逆であることを示す）。同様に節足動物でもハエとエビは同一の遺伝子配置であり、tRNA 遺伝子を除けばその他多くの仲間も含め節足動物は以下の同一の配置を示す：1, 2, 3, 4, 5, 6, -9, -8, -7, 10, 11, -14, -13, -12, 15（数字は脊椎動物の遺伝子と対応する）。これらの遺伝子配置（あるいは遺伝子地図）を比較すると、脊椎動物の 3 個の遺伝子ブロック（7-8-9 と -10 と 12-13-14）をそれぞれ逆にすると節足動物の遺伝子配置と同じにできることがわかる。また同時に、このような類似性が系統推定に使えそうであることにも気づくだろう。

実際、ミトコンドリアゲノムの遺伝子配置が動物の高次分類群間の系統推定に使えそうだということは、いくつかの動物門の mtDNA 全塩基配列のデータが出始めた頃から言われてきた（Brown, 1985; Jacobs *et al.*, 1988; Sankoff *et al.*, 1992; Boore and Brown, 1998）。また、切断点距離法（Blanchette *et al.*, 1999）、分岐分析法（Gallut *et al.*, 2000）、ベイズ法（Larget *et al.*, 2004）などさまざまな解析手法が開発されてきた。しかし、いまだに決定打がなく、急速にミトコンドリアゲノムのデータは増えつつあるにもかかわらず、遺伝子配置による多細胞動物全体の系統樹を自信をもって打ち出すに至っていない。

遺伝子配置の解析が困難なのは、可能な遺伝子配置の数が膨大であることが一つの理由である。たとえば 37 個の遺伝子の向きを区別して環状に並べる並べ方は $36! \times 2^{36}$ ($= 2.6 \times 10^{52}$) 通りある。遺伝子を 15 個に減らしても $14! \times 2^{14}$ ($= 1.4 \times 10^{15}$) 通りだ。これがいわば

形質状態の数であり、遺伝子地図が偶然に一致する確率は低い。その点では系統学的マーカーとして優れているが、たとえば形質状態間の遷移確率をヌクレオチド（形質状態数 4）やアミノ酸（同 20）のような感覚で仮定することは極めて難しい。これは、ヌクレオチドやアミノ酸の配列が無順序型の形質であるのに対し、遺伝子配置が順序型の形質であるにもかかわらず、形質状態間の順序を知ることが一般に非常に困難であることによる。遺伝子配置の変化は、逆位（inversion：その場所での遺伝子ブロックの向きの逆転）と転位（transposition：別の場所への遺伝子ブロックの平行移動）の二つの要素に分けて考えることができる。ある遺伝子地図から別の遺伝子地図への変化を逆位あるいは転位のステップの積み重ねとしてとらえ、最小ステップで遺伝子地図を転換する経路を見つけ出すことができれば、遺伝子配置の進化モデルも作りやすくなるに違いない。しかしながら、このような遺伝子地図間の最小操作距離（edit distance）とその経路については、すべてのステップが逆位の場合には最適解に到達できるアルゴリズムが開発されているものの（Hannenhalli and Pevzner, 1995; Kececiloglu and Sankoff, 1995; Setubal and Meidanis, 2001）、すべてのステップが転位の場合には、精度保証付き近似アルゴリズム（最適解に到達する保証はないが、出力解と最適解のステップ数の比がある範囲に収まることが保証されている算法）があるに過ぎず（Bafna and Pevzner, 1998; Labarre, 2006）、最も現実に近いと思われる逆位と転位を組合せた最小操作距離に至っては精度保証のない発見探索的なアルゴリズムがあるのみである（Sankoff *et al.*, 1992; Blanchette *et al.*, 1999）。遺伝子地図間の最小操作距離を求めることは、この分野の研究者の見果てぬ夢であるが、その先にはさらに、三つ以上の遺伝子地図の中間点を求めることが NP 完全問題（短時間で計算可能なアルゴリズムの発見が最も難しい問題）であるという難題が控えている（Pe'er and Shamir, 1998）。

では、どうしたらいいのだろうか。数値計算的に洗練された解法がないとはいえ、問題の大きさを縮小してしまえば、考えられる最短経路をすべて列挙することができる。上述の脊椎動物と節足動物の 15 個の遺伝子からなる遺伝子地図の比較では、3 個の遺伝子ブロックの逆位で遺伝子地図の転換が可能だが、この逆位をどの順番に起こすかで可能な最短経路は 6 通り考えられる（いずれも 3 ステップ）。また、1 個のブロックを転位させ、2 個の遺伝子ブロックをまとめて逆位させる経路も考えられる（残りの遺伝子ブロックの逆位を含めて 3 ステップ）。いずれにせよ、遺伝子 15 個で数ステップ程度の変換ならば最短経路をすべて数え上げることが可能だ。もし節足動物と脊椎動物が共通祖先から最節約的に遺伝子地図を進化させてきたとするなら、これらの最短経路のいずれかの経路をとったことになる。それでは、冠輪動物の遺伝子地図は節足動物や脊椎動物の遺伝子地図とどのような関係にあるのだろうか。

冠輪動物のミトコンドリアゲノムの完全遺伝子地図は、現在までに少なくとも軟体動物の 25 種（Akasaki *et al.*, 2006; Boore, 2006; Bandyopadhyay *et al.*, 2006, Table 1 参照）、環形動物の 4 種（Jennings and Halanych, 2005; Bleidorn *et al.*, 2006 参照）、ユムシ（蛭虫）動物（Boore, 2004）、箒虫動物（Helfenbein and Boore, 2004）、苔虫動物（Waeschenbach *et al.*, 2006）の各 1 種、そして腕足動物の 4 種（Endo *et al.*, 2005 参照）で明らかにされている。これらの遺伝子地図の中には、著しく遺伝子配置が変化したためほとんど他の動物と共通の配置を残していないものもある（二枚貝類、陸貝類や苔虫類、多くの腕足類など）。一方、軟体動物のヒザラガイ、アワビ、タコなどのように、あるいは環形動物の多毛類と貧毛類のように綱を越えて遺伝子配置がほとんど同じ（一部の tRNA 遺伝子を除いて完全に一致する）ものもある。そこでここではこれら門レベルの比較には使えないものや同一のものを除いた軟体動物、箒虫動物、腕足動物、環形動物、ユムシ動物を代表する合計 5 個の遺伝子地図を節足動物、脊椎動物のものと比較することにする。まずさきほどと同様、tRNA 遺伝子を除いた 15 個の遺伝子の配置を比較し、すべての遺伝子地図のペアについて、逆位、転位それぞれ 1 回の操作を 1 ステップとして同一の地図に転換する最短の経路をすべて数え上げる。

この作業はある程度は紙と鉛筆で行うことができる（Endo, 2001; 遠藤, 2004）、ここでは発見探索的なアルゴリズムの Derange 2（Sankoff *et al.*, 1992）を改良したプログラム（山崎, 2004）を用いた結果を示す。改良点は主に二つある。一つは可能な経路をすべて出力するようにしたこと。Derange 2 では最短経路が複数ある場合でも一つの道筋しか出力しない。もう一つは、切断点（break point）の数が減らないステップも探索するようにしたこと。「切断点」とは二つの遺伝子地図を比較した時に遺伝子の並び方が異なる場所を指す。同一の遺伝子地図同士には切断点はない。また、切断点が多いほど遺伝子配列間の共通部分が少なくなることになる。ある遺伝子地図を別の遺伝子地図に変換するということは、すなわち、切断点の数を減らして最終的に 0 にすることである。Derange 2 では切断点の数が減少するステップだけを探索するようになっている。しかし、切断点の減らないステップを含む経路が最短経路になる可能性もある。たとえば 1 回の転位では最大で切断点を 3 個減らすことができるが、切断点を減らさない転位を 1 回行うことで初めて切断点を 3 個減らす転位が可能になる場合があるのだ。これは切断点を 1 個減らす転位を 2 回繰り返すよりも効率的である。この改良版 Derange 2 を用いて、すべての遺伝子地図の組合せについて最小操作距離を求めた結果を表 1 に示す。

まず注目されるのは、軟体動物（M）と箒虫動物（P）そして軟体動物と腕足動物（B）がそれぞれ 1 ステップで転換され、箒虫動物と腕足動物が 2 ステップで転換されることだ。このことは、遺伝子地図同士を最短距離で結ぶと、

表 1. 各動物門の遺伝子地図間の最小操作距離.

	V	Ar	M	P	B	An	E
脊椎動物 (V)	0	3	4	5	4	5	6
節足動物 (Ar)		0	2	3	3	5	6
軟体動物 (M)			0	1	1	4	6
箒虫動物 (P)				0	2	4	6
腕足動物 (B)					0	3	4
環形動物 (An)						0	3
ユムシ動物 (E)							0

P-M-B という風に箒虫動物と腕足動物の間に軟体動物を挟む形になることを意味する。軟体動物と箒虫動物は 1 個の遺伝子の転位で、軟体動物と腕足動物は 1 個の大きな遺伝子ブロックの逆位で転換される。これらを同じ 1 ステップとして扱うことの可否はともかく、これらの操作は独立であるので、腕足動物と箒虫動物を結ぶ最短距離の経路には、軟体動物を経由するものと、もう一つこれらの操作を逆の順序で行う経路（すなわち箒虫動物の 1 個の遺伝子ブロックを逆位させた、あるいは腕足動物の 1 個の遺伝子を転位させた仮想的地図を経由するもの）があることが分かる。この中間的な遺伝子配置 X を持つものが見つければ、P-X-B という経路も考えうるが、X を持つ生物が見つからない現状では遺伝子配置は P-M-B の経路をたどって進化したと考えるのが合理的である。ただし、ここではまだ進化の向きは問わない。つまり、P が祖先かもしれないし、B が祖先かもしれないし、M が祖先かもしれない。いずれにせよ、これら三者のいずれかが祖先的で他の二つはその祖先的地図から派生したものだと言うことができる。

次に、この P-M-B の経路に近いのは節足動物である (表 1)。節足動物は 2 回のステップで軟体動物につながる。節足動物から箒虫動物への距離と節足動物から腕足動物までの距離はいずれも 3 であるが、これは、軟体動物を経由したと考えるとつじつまが合う。つまり、軟体動物は、節足動物、箒虫動物、腕足動物の三者をつなぐ中間的な配置を持つと言える。同様に、脊椎動物は節足動物に 3 ステップでつながり、環形動物は腕足動物に 3 ステップでつながり、さらに環形動物にユムシ動物が 3 ステップでつながることが分かる。以上の遺伝子地図間の相互関係を示したのが図 2 である。これは事実上、最小木 (minimum spanning tree: すべての地点をつなぐ木で、枝の長さの和を最小にするもの) 問題を解いたことに相当する。「すべての地点」が今回考察した 7 個の遺伝子地図で尽きているのであれば、これで問題解決である。だが、実際にはさきほどの中間的な遺伝子配列 X のように、現在まだ見つからない遺伝子配置や、絶滅した祖先の配置のように

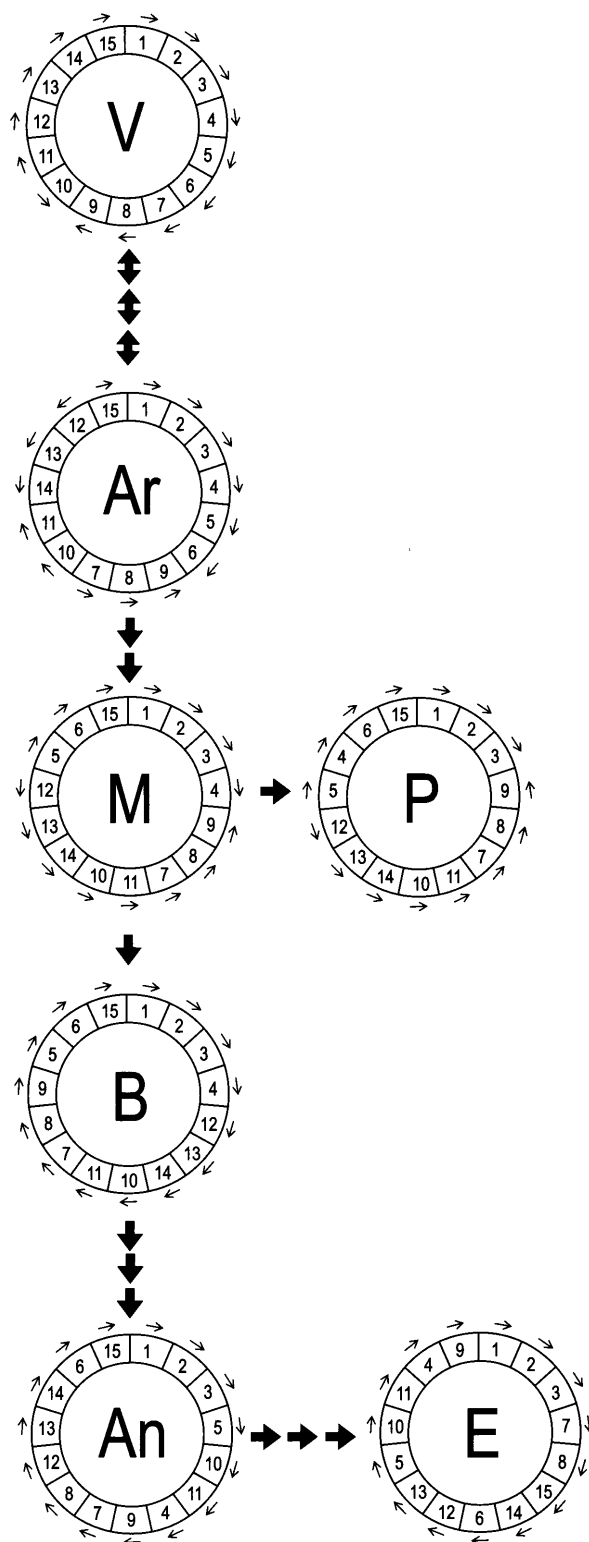


図 2. 遺伝子地図間の相互関係。各遺伝子地図中央の動物門名の略号は表 1 参照。それぞれの数字は一つの遺伝子に対応し、数字の横の矢印は遺伝子の向きを示す。遺伝子名 (略号) との対応は以下の通り: 1. *cox1*, 2. *cox2*, 3. *atp8*, 4. *atp6*, 5. *cox3*, 6. *nad3*, 7. *nad4L*, 8. *nad4*, 9. *nad5*, 10. *nad6*, 11. *cob*, 12. *rrnS*, 13. *rrnL*, 14. *nad1*, 15. *nad2*, 太い矢印の数は各遺伝子間をつなぐ最小ステップ数を表す。腕足動物 (B)、箒虫動物 (P)、ユムシ動物 (E) の遺伝子配置については, Stechmann and Schlegel (1999), Helfenbein and Boore (2004), Boore (2004) をそれぞれ参照。それ以外の遺伝子配置については Boore (1999) 参照。

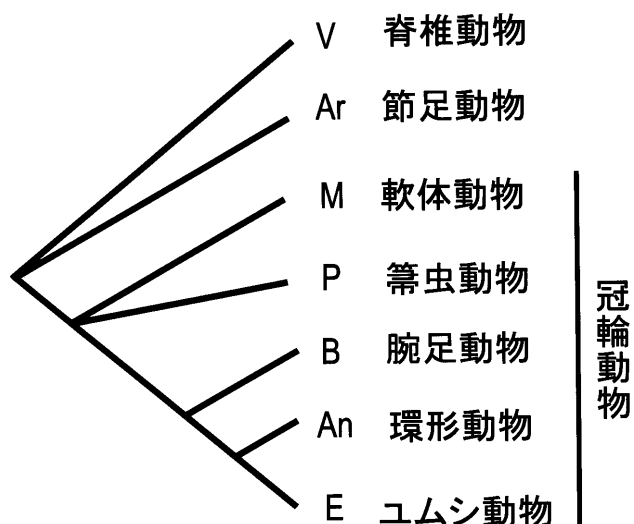
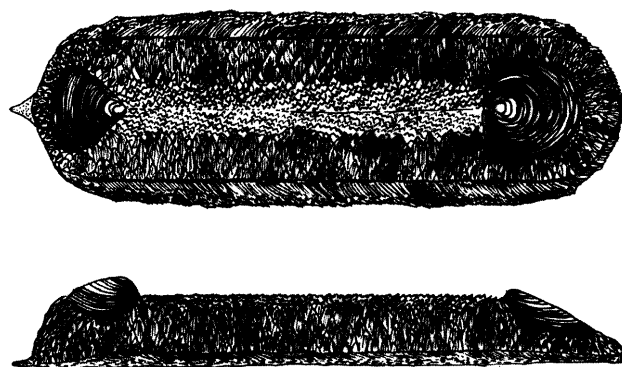


図3. 遺伝子地図の比較に基づく冠輪動物の系統関係。本文参照。

本当に仮想的な（だが可能な）遺伝子配置も含めて考えなければならないだろう（つまり解くべきは既知の配置同士を直接結ぶ最小木問題ではなく、中間的な未知な配列をも含めて最短経路を探すシュタイナー問題なのだ）。とはいえ、節足動物、軟体動物、多毛動物、腕足動物などが1ないし2ステップでつながる部分では中間的配列の入り込む余地はない。また、3ステップでつながる部分（脊椎動物、環形動物、ユムシ動物の結合部）では中間型を介して隣接する遺伝子地図（たとえば脊椎動物の場合、4ステップでつながる軟体動物や腕足動物）に結合し、合計の枝の長さを短くすることも想定できなくはない。しかし、脊椎動物-節足動物間、脊椎動物-軟体動物間、そして脊椎動物-腕足動物間のすべての可能な最短経路の中間型を比較してみても、共通する中間型は見つからない。これは環形動物、ユムシ動物周辺の比較でも同様である。つまり図2で示した関係は、厳密にすべての経路を調べたわけではないにせよ、これら7個の遺伝子地図間を最短距離でつないだものに限りなく近いと考えることができる。

この遺伝子地図間の関係はいわば無根系統樹である。これをもとに動物門間の系統を推定するためには系統樹に根をつける必要がある。脊椎動物と節足動物をアプリアリに外群として根をつけることもできるが、刺胞動物と海綿動物を外群として有根化すると、これらの遺伝子地図のうち脊椎動物と節足動物のものだけが、*cox2-atp8-atp6-cox* という刺胞動物（Endo, 2001 参照）や海綿動物（Lavrov *et al.*, 2005）と共通の遺伝子配置を持つことから、脊椎動物と節足動物の遺伝子地図が原始的なものであると推定できる。このようにして根をつけた系統樹を図3に示す。冠輪動物が単系統群であること、腕足動物が軟体動物よりも環形動物やユムシ動物に近縁であることが示唆される。また、多毛動物は18S rRNA の解析結果では、腕足動物のシャミセンガイの仲間と姉妹群になることから腕足動

図4. グリーンランドの下部カンブリア系から産出した *Halkieria evangelista* の復元図。Conway Morris and Peel (1995) より改変。後部（右側）の殻の長さがおよそ1 cm に相当する。

物に含めるべきだとの考えもあったが（Cohen, 2000）、再考の余地が十分あることが強く示唆される。

ハルキエリア類は腕足動物の祖先か？

腕足動物が軟体動物よりむしろ環形動物に系統学的に近いことは、下部カンブリア系から発見されたハルキエリア類（halkieriids）の完全標本の研究からも推察されている（Conway Morris and Peel, 1995; Conway Morris, 1998）。ハルキエリア類は下部カンブリア系の下部からその鱗片状あるいは棘状の硬皮（sclerites）の化石が多産することが知られ、Poulsen (1967) による最初に記載ではヒオリテス類の殻とされた。その後、小型節足動物の背甲や濾過食者の殻との解釈もあったが、より大型の動物の骨格の一部であると考えられるようになり、特に、すでに中部カンブリア系のバージェス頁岩などから完全標本（Conway Morris, 1985）が知られていたウィワクシア（*Wiwaxia*）の硬皮と、中空で長軸方向に繊維状である点で構造的に類似することから系統学的に近いと考えられ、この考えに基づいて予察的なハルキエリアの体全体の復元がなされた（Bengtson and Conway Morris, 1984）。この予言的とも言える復元は1989年にグリーンランド北部の下部カンブリア系ビュエン層（Buen Formation）のシリウス・パセット動物群から発見された *Halkieria evangelista* の完全標本によってほぼ裏づけられたのだが（Conway Morris and Peel, 1990; 1995）、このハルキエリアの完全標本には全く予期しないものも見られた。体の前部と後部に一枚づつ貝殻があったのである（図4）。

二枚の貝殻のうち特に後部のものは、カンブリア紀前期のある種の腕足動物の腹殻に概形が類似する。また、腕足動物の殻体の縁辺部にはキチン質の剛毛（setae）が生えており、これが環形動物多毛類、有鬚動物そしてユムシ動

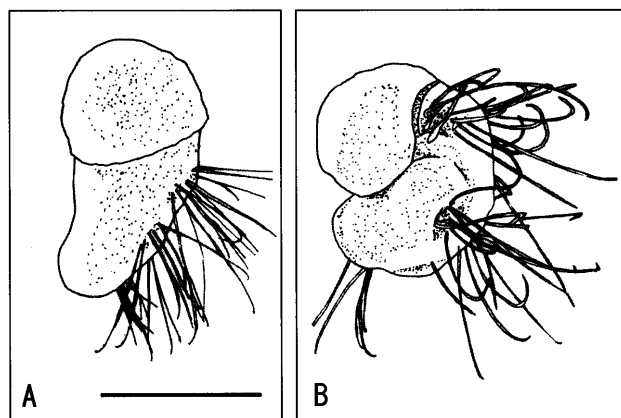


図5. 腕足動物 *Neocrania anomala* の幼生。A, 着底直前; B, 着底期。いずれも幼生を左横から見た図で右側が背側。スケールバーは100 μ mを表す。Nielsen (1991) より改変。

物などの剛毛 (chaetae) と微細構造がほとんど同じであることは以前から知られていた。多毛類の剛毛はウィワクシアの硬皮に由来したと考えることができ (Butterfield, 1990), また上述のようにウィワクシアはハルキエリアと近縁で、両者の硬皮は相同だと考えられる。さらに現生腕足動物ネオクラニア (*Neocrania anomala*) の幼生では、3対の剛毛があたかも多毛類の剛毛のように列をなしている (Nielsen, 1991)。しかも、このネオクラニアの幼生は着底して変態する際に、腹側を内側にして体を強くカールさせる (図5; Nielsen, 1991)。これらの証拠をもとに S. コンウェイ・モリスは、ハルキエリアが腕足動物の祖先であると考え、前後軸のまっすぐ伸びたハルキエリアが中央で折りたたまれて現在の腕足動物になったというシナリオを示した (図6; Conway Morris, 1995; Conway Morris and Peel, 1995; Conway Morris, 1998; 同じ考えに基づく Cohen and Lüter, 2003 も参照)。そして、ハルキエリアと近縁なウィワクシアから環形動物が派生したことから、腕足動物は環形動物と姉妹群をなすと推測されたのである。

この考えは、同じく下部カンブリア系のタニユオリナ類 (tannuolinids) の研究からも支持されている (Williams and Holmer, 2002; Holmer *et al.*, 2002; Ushatinskaya, 2002)。タニユオリナ類はハルキエリア類と同様、いわゆるSSF (small shelly fossils) としてその微小な貝殻片が化石として産出するが、ハルキエリア類の鱗片が炭酸カルシウム質であるのに対し、タニユオリナ類の貝殻はリン酸カルシウム質である。Williams and Holmer (2002) は、タニユオリナ類ミクリナ (*Micrina*) の貝殻の概形がハルキエリアや腕足動物の貝殻と酷似すること、そしてミクリナの貝殻構造が有機物とアパタイトが層状に繰り返した現生シャミセンガイ (*Lingula*: リン酸カルシウムの殻を持つ) の貝殻構造と非常によく似ていることから、ミクリナの二種類の貝殻 (三角形の sellate sclerite と平巻き状の mitral sclerite) がそれぞれハルキエリアの前部と後部

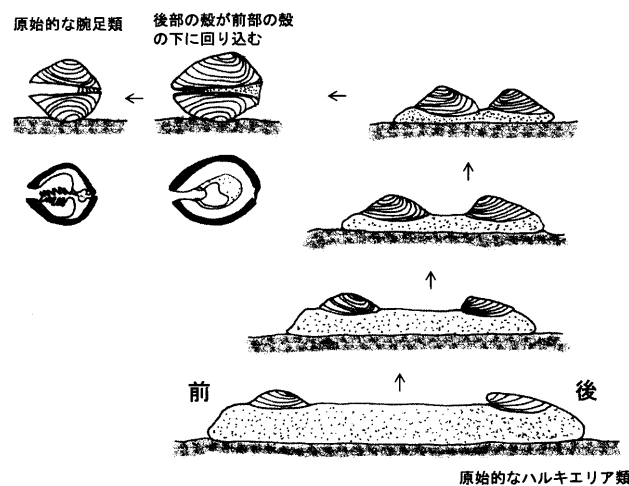


図6. ハルキエリアから腕足動物への進化過程の模式図。Conway Morris (1998) より改変。

の貝殻に相同で、ミクリナの仲間から腕足動物の舌殻亜門 (Linguliformea: 蝶番構造のないリン酸カルシウムの殻を持つ仲間) が進化したと考えた。ただし、ミクリナの完全個体はまだ見つかっていないのでミクリナの貝殻の配置は不明である。

グリーンランドから見つかったハルキエリアの完全個体の鱗片と貝殻はいずれも印象のみで生体鉱物本体は残っていないが、いっしょに産出する確実に炭酸カルシウム骨格を有していたと考えられる仲間 (三葉虫とハリオテス類) も常に骨格が溶けた状態で見つかることから、ハルキエリアの鱗片や貝殻も本来は炭酸カルシウムからできていたと推察された (Conway Morris and Peel, 1995)。もしハルキエリアの貝殻が炭酸カルシウムからできていたとすると、ハルキエリアからリン酸カルシウム質の貝殻を持つタニユオリナ類ミクリナが派生したとは考えにくい。グリーンランドのハルキエリアの貝殻には残念ながら貝殻構造は残されていないため直接の比較はできないが、Williams and Holmer (2002) は、ハルキエリアの鱗片は炭酸カルシウム質だったにせよ、貝殻はリン酸カルシウム質であったとしてもおかしくはないという解釈を示した。

一方、ハルキエリアが軟体動物 (あるいはその祖先) であるという説も根強い (Bengtson, 1992; Runnegar, 1996; Vinther and Nielsen, 2005)。ハルキエリアと軟体動物との類縁性は、完全標本の記載論文においても詳細な検討が加えられ、類縁性の根拠として、ナメクジのような外観、筋肉質の足、背側にある二枚の石灰質の殻、後部の殻の下に櫛鰓にも見える構造、鎧のように並んだ鱗片などがあげられている (Conway Morris and Peel, 1995)。歯舌の存在はどちらとも言えない。しかし、多板類との類似性については、ハルキエリア類の鱗片が中空であるのに対し、多板類のガードルに埋め込まれた針骨は中まで硬いこと、多板類の殻板が8枚であるのに対し、ハルキエリアの貝殻は2枚であること、そしてハルキエリアの貝殻の形態が多

板類のどの殻板とも似ていないことなどから否定された。また、中空の針骨を持つ仲間もいる無板類との類似性については、ハルキエリアの中空の部分には能動的に働く分泌組織があったのに対し、無板類の中空の部分はクチクラの引っ張りによって受動的に形成されたものであるとして、やはり否定された(Conway Morris and Peel, 1995)。一方、シリウス・パセット(グリーンランド)の同じ標本を再検討した Vinther and Nielsen (2005) は、これらの鱗片の中空構造に関する論点に触れないまま、どちらかと言えば頭ごなしにハルキエリアが軟体動物であると断定し、新綱「二板類」(Diplacophora)を提唱しているように見受けられる。このままではハルキエリアに関する議論は水掛け論になってしまうだろう。今後、貝殻構造を残したハルキエリアの完全個体など保存の良好な化石がさらに発見され、建設的な議論の行われることが期待される。

腕足動物の前後軸と背腹軸

ハルキエリアが腕足動物の祖先であろうとなかろうと、腕足動物の祖先が固着生活を選択したことに伴い、前後に細長く、背腹の区別が明確だった体制から現在のような前後背腹の不明確な体制に移行したことはほぼ間違いない。腕足動物は、シャミセンガイの仲間が属する上述の舌殻(リンギュラ)亜門、前節で幼生形態を紹介した *Neocrania* の属する頭殻(クラニア)亜門(Craniiformea: 蝶番構造のない炭酸カルシウムの殻を持つ仲間)、そしてスピリファーやホウズキチョウチンガイなどの属する有関節亜門(Rhynchonelliformea: 蝶番構造でつながれた炭酸カルシウムの殻を持つ仲間)の三亜門に分類される(Williams *et al.*, 2000)。これらのうち、頭殻類の肛門は体後端に開くが、舌殻類と有関節類では消化管がU字状に曲がる。舌殻類の肛門は前部の外套腔に開き、有関節類の消化管は盲端となる(図1)。腕足動物の前後軸は、口の相対的な位置からかろうじて前部が認識されるものの、後部は伝統的方位において前部の180度反対側というだけのことで、前方に掘削しながら泥中を進むシャミセンガイ(Savazzi, 1991)や後方に肛門を持つ頭殻類はさておき、有関節類においては大きな意味をもたない。背腹軸も同様で、口の開く相対的な向きからかろうじて、いわば人為的に背腹の区別がつけられるに過ぎない。実際に現生の有関節類は、海底では伝統的方位でいうところの背側ではなくむしろ腹側を上にして生活していることが多い。口を上にしてエサが降ってくるのを待っていると考えると合理的なように思えるかもしれないが、実際にはエサは触手冠からベルトコンベア式に運ばれるため、口が上を向いていることの意味はあまりないと思われる。頭殻類は背殻を上にして底質に固着する。

もし、前節で述べた「腕足動物折りたたみ説」(Brachiopod fold hypothesis: Cohen and Lüter, 2003)が正しいとすると、従来背殻、腹殻と呼ばれていた二枚の殻は実はいずれも背

側にあり、(それぞれ背側前部、背側後部に相当する)、腹側は内側に折りたたまれていることになる。先ほど述べたネオクラニアの幼生では実際に幼生の腹側が折りたたまれていることが観察されているが、ネオクラニアの背殻の生じる部分は他の冠輪動物の背側前部に対応しているのだろうか。また腹殻が生じる部分は他の冠輪動物の背側後部にはたして対応しているのだろうか。これらのことが分かれば、「折りたたみ説」検証の一助になるだろう。

体の前後軸に関しては、*Hox* 遺伝子が、基本的にすべての左右相称動物において前後軸に沿った体の領域の位置の指定を行っていると考えられる(冠輪動物における発現については例えば Hinman *et al.*, 2003 参照)。また、体の背腹軸に関しては、*chordin* 遺伝子 [= 節足動物の *short gastrulation (sog)* 遺伝子] およびそれと拮抗する *BMP2-4* 遺伝子 [= 節足動物の *decapentaplegic (dpp)* 遺伝子] による背腹軸決定機構が少なくとも脊索動物、半索動物、節足動物の間で保存されていることが知られる(Arendt and Nübler-Jung, 1994; de Robertis and Sasai, 1996; Ferguson, 1996; Lowe *et al.*, 2006)。また、左右相称性を示すイソギンチャクなどの仲間においても *Hox*, *chordin*, *BMP2-4* が入れ子状の(*Hox*)あるいは非対称の(*chordin*, *BMP2-4*)発現パターンを示すことから(Finnery *et al.*, 2004; Rentzsch *et al.*, 2006; Matus *et al.*, 2006)、これらの遺伝子による前後軸、背腹軸の制御は左右相称動物と刺胞動物の分岐以前に遡る可能性がある。つまり、これらの遺伝子は冠輪動物においてもそれぞれ前後軸、背腹軸に沿った体の領域分けに関与していると予想され、動物門間での体の各領域の相同性の比較に使える可能性が高いと考えられる。

しかし、注意すべきことが二つある。一つは、「背側を決める遺伝子」や「腹側を決める遺伝子」などというのは実はないということだ。それらの遺伝子は初期発生での体の領域分け(番地付け)に関与するが、それぞれの領域がその動物にとっての背側になるか腹側になるかは、さらに発生が進み、口の開く向きが決まって初めて決まるのだ。もちろん口がそのどちら側に開くかは、かなり一定しており、たとえば脊椎動物では、原口(blastopore)の反対側に口が開く。これは最初に *BMP2-4* の発現が強かった側に対応する。しかし、節足動物などの前口動物では原口が結局そのまま成体の口になる。これは *BMP2-4* (*dpp*) の発現の弱い側、すなわち *chordin* (*sog*) の発現の強い側に相当する。つまり遺伝子発現のパターンを基準に考えると、脊椎動物と節足動物では背腹軸が逆転している(Arendt and Nübler-Jung, 1994; de Robertis and Sasai, 1996; Ferguson, 1996)。また、前後軸に関しても、刺胞動物のヒドロ虫では、左右相称動物の(あるいは同じ刺胞動物のイソギンチャクでも共通の)いわゆる「前方の」*Hox* 遺伝子が、幼生の後端で発現しており、前後軸が逆転している。腕足動物で前後軸が逆転している可能性はほぼないと言っていいだろうが、背腹軸は微妙である。分子系統学的に前口動物に含まれることがいくら確実になったとは

言え、たとえば上述のネオクラニアの発生では原口はそのまま成体の口（や肛門）にならず、後から口が開くのである。これはシャミセンガイや有關節類の仲間でも同様だ。つまり、腕足動物が後口動物的な特徴を持つことに変わりはない。このことは背腹軸の決定に関与する遺伝子発現のパターンを解釈する際に影響を及ぼすかもしれない。

注意点の二つめは、ある同じ遺伝子の機能が脊椎動物と節足動物で保存されているからといって、必ずしも腕足動物や軟体動物で保存されているとは限らない、あるいはそもそも背腹軸の決定機構が脊椎動物と節足動物で保存されていると言えるのかも疑いがないわけではないということだ。個体発生に関与する遺伝子の比較研究が進むにつれ、多くの遺伝子がもともとの機能とは別の用途に「使いまわし」(co-opt)されていることが明らかになってきた。たとえば、*sog/dpp* の遺伝子システムはハエの翅脈形成にも関与していることが知られる。もし *sog/dpp* の相互作用がある種のシグナル伝達経路として幅広く太古の昔から使われてきたとするなら、それが脊椎動物と節足動物の背腹軸形成に独立に（そして逆向きに）利用されるようになった（つまりその他では背腹軸形成に関与していない）としてもおかしくないかもしれない (Bang *et al.*, 2000)。また、軟体動物においては、*dpp* が貝殻形成の起る領域の分画化という興味深い用途に使いまわしされていることが示唆されている (Nederbragt *et al.*, 2002)。

しかし、たとえ *sog/dpp* システムによる背腹軸形成が使いまわしの結果であったとしても、たとえば、脊椎動物、半索動物と節足動物の比較を見る限り、それが無秩序に起きているとは思えない (Lowe *et al.*, 2006)。相同な遺伝子から相同でない構造が生じる現象について、S. J. グールドは「ファラオのレンガとコリント式の柱」の二種類を区別している (Gould, 2002)。「ファラオのレンガ」は、古代エジプト王のためにつくられた都市の、ピラミッドから公衆トイレにいたる建物を構成していた一個一個区別のつかないレンガを指し、単純で多目的な単一の遺伝子の使いまわし(収斂)を意味する。一方のコリント式の柱は、古代ローマでも現代のマンハッタンでも一目で識別できる独特のアカンサスの葉の柱頭を戴いたほっそりした柱を指し、複雑で構造的制約や歴史的制約を受けた複数の複雑な遺伝子相互作用の使いまわし(平行進化)を意味する。*sog/dpp* システムによる背腹軸形成がたとえ使いまわしであったとしても、それは「コリント式の柱」のように特異的な特徴からその歴史をたどることができるのではないだろうか。いずれにせよ、腕足動物の発生遺伝学は今後の興味深い研究テーマである。

謝辞

井龍康文博士（東北大学）には本稿執筆の機会を与えていただき、有益な助言を賜った。更科 功博士（筑波大学）には粗稿を読んでいただき、貴重なコメントをいただいた。

た。生形貴男博士（静岡大学）と島本昌憲博士（東北大学）には原稿の査読をしていただき、数々の具体的かつ建設的なご指摘を賜った。これらの方々に厚く御礼申し上げる。

文献

- Abouheif, E., Zardoya, R. and Meyer, A., 1998. Limitation of metazoan 18S rRNA sequence data: implications for reconstructing a phylogeny of the animal kingdom and inferring the reality of the Cambrian explosion. *Journal of Molecular Evolution*, **47**, 394-405.
- Akasaki, T., Nikaido, M., Tsuchiya, K., Segawa, S., Hasegawa, M. and Okada, N., 2006. Extensive mitochondrial gene arrangements in coleoid Cephalopoda and their phylogenetic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **38**, 648-658.
- Arendt, D. and Nübler-Jung, K., 1994. Inversion of dorsoventral axis? *Nature*, **371**, 26.
- Bafna, V. and Pevzner, P. A., 1998. Sorting by transpositions. *SIAM Journal of Discrete Mathematics*, **11**, 224-240.
- Bandyopadhyay, P. K., Stevenson, B. J., Cady, M. T., Olivera, B. M. and Wolstenholme, D. R., 2006. Complete mitochondrial DNA sequence of a conoidean gastropod, *Lophiotoma (Xenuroturrus) cerithiformis*: gene order and gastropod phylogeny. *Toxicon*, **48**, 29-43.
- Bang, R., DeSalle, R. and Wheeler, W., 2000. Transformationalism, taxism, and developmental biology in systematics. *Systematic Biology*, **49**, 19-27.
- Bengtson, S., 1992. The cap-shaped Cambrian fossil *Maikhanella* and the relationship between coeloscleritophorans and molluscs. *Lethaia*, **25**, 401-420.
- Bengtson, S. and Conway Morris, S., 1984. A comparative study of Lower Cambrian *Halkieria* and Middle Cambrian *Wiwaxia*. *Lethaia*, **17**, 307-329.
- Blanchette, M., Kunisawa, T. and Sankoff, D., 1999. Gene order breakpoint evidence in animal mitochondrial phylogeny. *Journal of Molecular Evolution*, **49**, 193-203.
- Bleidorn, C., Podsiadlowski, L. and Bartolomaeus, T., 2006. The complete mitochondrial genome of the orbiniid polychaete *Orbinia latreillii* (Annelida, Orbiniidae) - a novel gene order for Annelida and implications for annelid phylogeny. *Gene*, **370**, 96-103.
- Boore, J. L., 1999. Animal mitochondrial genomes. *Nucleic Acids Research*, **27**, 1767-1780.
- Boore, J. L., 2004. Complete mitochondrial genome sequence of *Urechis caupo*, a representative of the phylum Echiura. *BMC Genomics*, **5**, 67.
- Boore, J. L., 2006. The complete sequence of the mitochondrial genome of *Nautilus macromphalus* (Mollusca: Cephalopoda). *BMC Genomics*, **7**, 182.
- Boore, J. L. and Brown, W. M., 1998. Big trees from little genomes: mitochondrial gene order as a phylogenetic tool. *Current Opinion in Genetics & Development*, **8**, 668-674.
- Brown, W. M., 1985. The mitochondrial genome of animals. In MacIntyre, R. J., ed., *Molecular Evolutionary Genetics*, 95-130. Plenum Press, New York.
- Butterfield, N. J., 1990. A reassessment of the enigmatic Burgess Shale fossil *Wiwaxia corrugata* (Matthew) and its relationship to the polychaete *Canadia spinosa* Walcott. *Paleobiology*, **16**, 287-303.
- Cohen, B. L., 2000. Monophyly of brachiopods and phoronids: reconciliation of molecular evidence with Linnaean classification (the subphylum Phoroniformea nov.). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **267**, 225-231.
- Cohen, B. L. and Lüter, C., 2003. The brachiopod fold: a neglected body plan hypothesis. *Palaeontology*, **46**, 59-65.

- Conway Morris, S., 1985. The Middle Cambrian metazoan *Wiwaxia corrugata* (Matthew) from the Burgess Shale and *Ogygopsis* Shale, British Columbia, Canada. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **307**, 507-586.
- Conway Morris, S., 1995. Nailing the lophophorates. *Nature*, **375**, 365-366.
- Conway Morris, S., 1998. *The crucible of creation. The Burgess Shale and the rise of animals*. 242p., Oxford University Press, Oxford. [邦訳: サイモン・コンウェイ・モリス (松井孝典監訳), 1997. カンブリア紀の怪物たち. 301p., 講談社現代新書]
- Conway Morris, S. and Peel, J. S., 1990. Articulated halkieriids from the Lower Cambrian of north Greenland. *Nature*, **345**, 802-805.
- Conway Morris, S. and Peel, J. S., 1995. Articulated halkieriids from the Lower Cambrian of North Greenland and their role in early protostome evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **347**, 305-358.
- De Robertis, E. M. and Sasai, Y., 1996. A common plan for dorsoventral patterning in Bilateria. *Nature*, **380**, 37-40.
- Endo, K., 2001. The phylogenetic position of brachiopods inferred from mitochondrial gene orders. In Brunton, C. H. C., Cocks, L. R. M. and Long, S. L., eds., *Brachiopods: past and present (The Systematic Association Special volume)*, **142**-149. Taylor & Francis, London.
- 遠藤一佳, 2004. 生体高分子と歴史情報. 小沢智生・瀬戸口烈司・速水格編, 古生物の科学4. 古生物の進化, 111-138, 朝倉書店.
- Endo, K., Noguchi, Y., Rei Ueshima, R. and Jacobs, H. T., 2005. Novel repetitive structures, deviant protein-encoding sequences and unidentified ORFs in the mitochondrial genome of the brachiopod *Lingula anatina*. *Journal of Molecular Evolution*, **61**, 36-53.
- Ferguson, E. L., 1996. Conservation of dorsal-ventral patterning in arthropods and chordates. *Current Opinion in Genetics & Development*, **6**, 424-431.
- Finnerty, F. R., Pang, K., Burton, P., Paulson, D. and Martindale, M. Q., 2004. Origins of bilateral symmetry: *Hox* and *dpp* expression in a sea anemone. *Science*, **304**, 1335-1337.
- Gallut, C., Barriel, V. and Vignes, R., 2000. Gene order and phylogenetic information. In Sankoff, D. and Nadeau, J. H., eds., *Comparative Genomics*, 123-132. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Gould, S. J., 2002. *The structure of evolutionary theory*. 1433p., The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Hannenhalli, S. and Pevzner, P., 1995. Transforming cabbage into turnip (polynomial algorithm for sorting signed permutations by reversals). *Proceedings of the 27th Annual ACM symposium on the Theory of Computing*, 178-187. ACM Press, New York.
- Helfenbein, K. G. and Boore, J. L., 2004. The mitochondrial genome of Phoronis architecta - comparisons demonstrate that phoronids are lophotrochozoan protostomes. *Molecular Biology and Evolution*, **21**, 153-157.
- Hinman, V. F., O'Brien, E. K., Richards, G. S. and Degnan, B. M., 2003. Expression of anterior Hox genes during larval development of the gastropod *Haliotis asinina*. *Evolution & Development*, **5**, 508-521.
- Holmer, L. E., Skovsted, C. B. and Williams, A., 2002. A stem group brachiopod from the Lower Cambrian: support for a *Micrina* (halkieriid) ancestry. *Palaeontology*, **45**, 875-882.
- Jacobs, H. T., Balfe, P., Cohen, B. L., Farquharson, A. and Comito, L., 1988. Phylogenetic implications of genome rearrangement and sequence evolution in echinoderm mitochondrial DNA. In Paul, C. R. C. and Smith, A. B., eds., *Echinoderm Phylogeny and Evolutionary Biology*, 121-137. Clarendon Press, Oxford.
- Jennings, R. M. and Halanych, K. M., 2005. Mitochondrial genomes of *Chlymenella torquata* (Maldanidae) and *Riftia pachyptila* (Siboglinidae): evidence for conserved gene order in Annelida. *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 210-222.
- Kececioglu, J. and Sankoff, D., 1995. Exact and approximation algorithms for sorting by reversals, with application to genome rearrangement. *Algorithmica*, **13**, 180-210.
- Labarre, A., 2006. New bounds and tractable instances for the transposition distance. *IEEE/ACM Transactions on Computational Biology and Bioinformatics*, **3**, 380-394.
- Larget, B., Simon, D. L., Kadane, J. B. and Sweet, D., 2004. A Bayesian analysis of metazoan mitochondrial genome arrangements. *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 486-495.
- Lowe, C. J. et al. (12 others), 2006. Dorsoventral patterning in hemichordates: insight into early chordate evolution. *PLoS Biology*, **4**, 1603-1619.
- Lavrov, D. V., Forget, L., Kelly, M. and Lang B. F., 2005. Mitochondrial genomes of two demosponges provide insights into an early stage of animal evolution. *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 1231-1239.
- Matus, D. Q., Pang, K., Marlow, H., Dunn, C. W., Thomsen, G. H. and Martindale, M. Q., 2006. Molecular evidence for deep evolutionary roots of bilaterality in animal development. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **103**, 11195-11200.
- Nederbragt, A. J., van Loon, A. E. and Dictus, W., A. G., 2002. Expression of *Patella vulgata* orthologs of *engrailed* and *dpp-BMP 2/4* in adjacent domains during molluscan shell development suggests a conserved compartment boundary mechanism. *Developmental Biology*, **246**, 341-355.
- Nielsen, C., 1991. The development of the brachiopod *Crania (Neocrania) anomala* (O. F. Müller) and its phylogenetic significance. *Acta Zoologica (Stockholm)*, **72**, 7-28.
- Nielsen, C., 2001. *Animal Evolution: interrelationships of the living phyla*. Second edition. 563p., Oxford University Press, Oxford.
- Nikaido, M., Hamilton, H., Makino, H., Sasaki, T., Takahashi, K., Goto, M., Kanda, N., Pastene, L. A. and Okada, N., 2006. Baleen whale phylogeny and a past extensive radiation event revealed by SINE insertion analysis. *Molecular Biology and Evolution*, **23**, 866-872.
- Pe'er, I. and Shamir, R., 1998. The median problems for breakpoints are NP-complete. *Electronic Colloquium on Computational Complexity*, Report (71), 1-16.
- Philippe, H., Chyenuil, A. and Adoutte, A., 1994. Can the Cambrian explosion be inferred through molecular phylogeny? *Development*, **120** (Supplement), 15-25.
- Poulsen, C., 1967. Fossils from the Lower Cambrian of Bornholm. *Danske Videnskabernes Selskab, Matematisk-Fysiske Meddelelser*, **36**, 1-48.
- Rentzsch, F., Anton, R., Saina, M., Hammerschmidt, M., Holstein, T. W. and Technau, U., 2006. Asymmetric expression of the BMP antagonists *chordin* and *gremlin* in the sea anemone *Nematostella vectensis*: implications for the evolution of axial patterning. *Developmental Biology*, **296**, 375-387.
- Runnegar, B., 1996. Early evolution of the Mollusca: the fossil record. In Taylor, J., ed., *Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca*, 77-87. Oxford University Press, Oxford.
- 斎藤道子, 2007. 触手冠動物の起源と腕足動物の進化. 西田睦編, 海洋生命系のダイナミクスシリーズ第1巻: 海洋の生命史-生命は海でどう進化したか, 東海大学出版会. (印刷中)
- Sankoff, D., Leduc, G., Antoine, N., Paquin, B., Lang, B. F. and Cedergren, R. J., 1992. Gene order comparisons for phylogenetic inference: evolution of the mitochondrial genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **89**, 6575-6579.
- Savazzi, E., 1991. Burrowing in the inarticulate brachiopod *Lingula anatina*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **85**, 101-106.
- Sempere, L. F., Cole, C. N., McPeck, M. A. and Peterson, K. J., 2006. The phylogenetic distribution of metazoan microRNAs: insight into evolutionary complexity and constraint. *Journal of*

- Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.)*, **306B**, 575-578.
- Setubal, J. C. and Meidanis, J., 2001. 分子生物学のためのバイオインフォマティクス入門 (五条堀孝監訳 / 遠藤俊徳代表訳). 268p., 共立出版.
- Stechmann, A. and Schlegel, M., 1999. Analysis of the complete mitochondrial DNA sequence of the brachiopod *Terebratulina retusa* places Brachiopoda within the protostomes. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **266**, 2043-2052.
- Ushatinskaya, G. T., 2002. Genus *Micrina* (small shelly fossils) from the Lower Cambrian of South Australia: morphology, microstructures, and possible relation to halkieriids. *Paleontological Journal*, **36**, 9-19.
- Vinther, J. and Nielsen, C., 2005. The early Cambrian *Halkieria* is a mollusc. *Zoologica Scripta*, **34**, 81-89.
- Waeschenbach, A., Telford, M. J., Porter, J. S. and Littlewood, D. T. J., 2006. The complete mitochondrial genome of *Flustrellidra hispida* and the phylogenetic position of Bryozoa among the Metazoa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **40**, 195-207.
- Williams, A. *et al.* (14 others), 1997. Brachiopoda (Introduction). In Kaesler, R. L., ed., *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, revised, Volume 1*, 1-539. Geological Society of America, Boulder, and University of Kansas Press, Lawrence.
- Williams, A. *et al.* (17 others), 2000. Brachiopoda Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part). In Kaesler, R. L., ed., *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, revised, Volume 2*, 1-423. Geological Society of America, Boulder, and University of Kansas Press, Lawrence.
- Williams, A. and Holmer, L. E., 2002. Shell structure and inferred growth, functions and affinities of the sclerites of the problematic *Micrina*. *Palaeontology*, **45**, 845-873.
- 山崎貴史, 2004. ミトコンドリア DNA の遺伝子再配列に基づく後生動物の系統分類. 筑波大学自然科学類地球科学主専攻平成 15 年卒業論文, 1-22.

